

ISSN 0073-8417

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

SEKTION

BIOLOGIE

SERIE 14 · NUMMER 2 · 1981

FILM E 2563

**Phoronis muelleri (Tentaculata)
Embryonalentwicklung**



INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM · GÖTTINGEN

Angaben zum Film:

Stummfilm, 16 mm, schwarzweiß, 56 m, 5 1/2 min (24 B/s). Hergestellt 1977, veröffentlicht 1980.

Das Filmdokument ist für die Verwendung in Forschung und Hochschulunterricht bestimmt. Veröffentlichung aus dem Institut für Zoologie der Universität Erlangen-Nürnberg, Dr. K. HERRMANN, und dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, Dr. T. HARD; Aufnahme und Schnitt: Dr. h. c. H.-H. HEUNERT.

Zitierform:

Herrmann, K., und Inst. Wiss. Film: *Phoronis muelleri* (Tentaculata) – Embryonalentwicklung. Film E 2563 des IWF, Göttingen 1980. Publikation von K. HERRMANN, Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol., Ser. 14, Nr. 2/E 2563 (1981), 13 S.

Anschrift des Verfassers der Publikation:

Dr. K. HERRMANN, I. Zoologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg, Universitätsstr. 19, D-8520 Erlangen.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN

Sektion BIOLOGIE

Sektion ETHNOLOGIE

Sektion MEDIZIN

Sektion GESCHICHTE · PUBLIZISTIK

Sektion PSYCHOLOGIE · PÄDAGOGIK

Sektion TECHNISCHE WISSENSCHAFTEN

NATURWISSENSCHAFTEN

Herausgeber: H.-K. GALLE · Schriftleitung: E. BETZ, I. SIMON

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN sind die schriftliche Ergänzung zu den Filmen des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der *Encyclopaedia Cinematographica*. Sie enthalten jeweils eine Einführung in das im Film behandelte Thema und die Begleitumstände des Films sowie eine genaue Beschreibung des Filminhalts. Film und Publikation zusammen stellen die wissenschaftliche Veröffentlichung dar.

PUBLIKATIONEN ZU WISSENSCHAFTLICHEN FILMEN werden in deutscher, englischer oder französischer Sprache herausgegeben. Sie erscheinen als Einzelhefte, die in den fachlichen Sektionen zu Serien zusammengefaßt und im Abonnement bezogen werden können. Jede Serie besteht aus mehreren Lieferungen.

Bestellungen und Anfragen an: Institut für den Wissenschaftlichen Film
Nonnenstieg 72 · D-3400 Göttingen
Tel. (0551) 21034

KARL HERRMANN, Erlangen, und INSTITUT FÜR DEN WISSENSCHAFTLICHEN FILM,
Göttingen:

Film E 2563

Phoronis muelleri (Tentaculata) – Embryonalentwicklung

Verfasser der Publikation: KARL HERRMANN

Mit 3 Abbildungen

Inhalt des Films:

Phoronis muelleri (Tentaculata) – Embryonalentwicklung. Der Film schließt die Lücke im Lebenszyklus von *Phoronis muelleri*, die die Filme E 2085 und C 1152 offengelassen haben. Er beginnt beim geschlechtsreifen Tier, zeigt die kleinen dotterarmen Eier (60 µm Durchmesser) und die etwa 60 µm langen, vorn lanzenartigen Spermien. Die Furchung ist total, adaequal und folgt dem Radiärtypus. Die Blastomeren liegen locker in der Befruchtungsmembran, wobei bereits beim Vier-Zellstadium in der Mitte der Anfang des Blastocoels und beim Übergang zum Acht-Zellstadium eine mehr oder weniger große Verschiebung der Blastomeren auf Lücke sichtbar wird. Alle Kennzeichen einer Spiralfurchung fehlen. Die Furchungsteilungen werden deshalb mehrmals gezeigt. Die Teilungen erfolgen häufig nicht synchron. Die entstehende Blastula besitzt ein großes Blastocoel (Coeloblastula). Sie trägt am animalen Pol lange Cilien, die das Nervenzentrum der späteren Larve kennzeichnen. Am vegetativen Pol liegen Zellen größeren Volumens. Die Gastrulation erfolgt durch eine in Richtung des prospektiven Hinterendes verschobene Invagination des jetzt ovoiden Blastulakörpers. Schließlich legen sich Ekto- und Entoderm eng aneinander, und der Blastoporus schließt sich von hinten her, bis nur noch die definitive Mundöffnung offen bleibt. Der Urdarm differenziert sich später zum Magen und Darm der Larve. Der After entsteht erst spät am hinteren Ende des früheren Blastoporus. Die Bildung des Mesoderms erfolgt in zwei Phasen. Am Anfang der Gastrulation treten vom Urdarmdach große Zellen aus, die als Urkeimzellen zu werten sind. Später entstehen durch Proliferation an den lateralen Seiten des Urdarms kleinere Mesodermzellen. Sie kleiden das Blastocoel aus, indem sie Ektoderm und Entoderm innen völlig überziehen. Sie bilden eine erste Coelommembran; diese trennt das Pro- vom Mesocoel. Das paarige Metacoel entsteht erst während der postembryonalen Phase der Entwicklung und wird im Film nicht gezeigt. Der Embryo bewegt sich mit Hilfe von Cilien des Körpers fort.

Summary of the Film:

Phoronis muelleri (Tentaculata) – Embryonal Development. The film completes the life cycle of the *Phoronis muelleri*, which the films E 2085 and C 1152 have left unfinished. It begins with the adult animal, shows the small eggs with minimal yolk (60 µm diameter) and

spermia (60 μm length) with their spear-formed head. The cleavage is total adaequal and follows the radial typus. The blastomeres lie loose in the fertilizing membrane, so that in the four-cell stage the blastocoel is already apparent between the four cells. By transition to the eight-cell stage there is a more or less large shift of the blastomeres apparent into the gaps beneath. All signs of a spiral cleavage are missing, therefore the cleavage is depicted several times. The cleavages often occur without synchronism.

The developing blastula possesses a large blastocoel (Coeloblastula) which carries very large ciliars on the animal pole. These designate the nerve centre of the future larva. On the vegetative pole there are cells of greater volume. The gastrulation occurs through an invagination of the ovoid blastula-body, shifted in the direction of the prospective rear end. Finally the ecto- and entoderm layers lie close together and the blastoporus closes itself from the rear until only the definitive mouth remains open.

The archenteron differentiates itself later into stomach and intestine of the larva. The anus develops later on the rear end of the former blastoporus. The development of the mesoderm occurs in two phases. At the beginning of the gastrulation large cells appear from the end of the archenteron which could be original germ cells. Later on small mesodermal cells develop through proliferation on the lateral side of the archenteron. These cover the blastocoel in so far as they completely line the inside of the ecto- and entoderm with a membrane.

They build an initial coelom membrane which divides the coelom in pro- and mesocoel. The metacoel pairs develop first during the post-embryonal phase of development and this is not shown in the film.

Résumé du Film:

Phoronis muelleri: Développement embryonnaire. Le film remplit le vide dans le cycle de vie du *Phoronis muelleri*, survenu dans les films E 2085 et C 1152. Il débute avec l'animal ayant atteint l'âge de puberté et montre les petits œufs pauvres en jaune d'œuf (diamètre 60 μm) ainsi que les spermies d'env. 60 μm de longueur et ayant sur le devant une forme de lances. Le sillonnage est complet, adéquat et répond au type radial. Les blastomères se trouvent dans la membrane de fécondation de façon légère, où déjà au stade de cellules quadruples le début du «blastocoel» est visible vers le milieu, de même que l'on aperçoit un déplacement à vide plus ou moins important des blastomères lors du passage au stade de 8 cellules. Tous les signes manquent pour un sillonnage en spirales. Pour cette raison, les partages du sillonnage sont montrés plusieurs fois. Les partages ont souvent lieu de façon non-synchrone. La blastula se développant possède un grand blastocoele (coeloblastula). Elle porte au pôle animal de longs cils, caractérisant le centre nerveux de la larve ultérieure. Au pôle végétatif se trouvent des cellules de volume plus important. La gastrulation a lieu par une invagination déplacée du corps blastula alors ovoïde, en direction du bout arrière prospectif. Finalement, les ectodermes et entodermes se rejoignent étroitement et le blastoporus se referme de l'arrière, jusqu'à ce que reste seulement l'ouverture de la bouche définitive. L'intestin primaire se différenciera plus tard de l'estomac et de l'intestin de la larve. L'anus se forme seulement tardivement au bout de derrière de l'ancien blastoporus. La formation du mésoderme se fait en deux phases. Au début de la gastrulation ressortent de la tête de l'intestin primaire de grandes cellules, que l'on peut juger comme cellules reproductives primaires. Plus tard, par prolifération, se forment de plus petites cellules mésodermes aux côtés latéraux de l'intestin primaire. Elles revêtent le blastocoele par recouvrement de l'ectoderme et de l'entoderme à l'intérieur. Elles forment une première membrane coelome; celle-ci sépare le procoele du mesocoele. Le couple metacoele se forme seulement lors de la phase postembryonnaire du développement et n'est pas montré dans ce film. L'embryon se déplace à l'aide de cils sur le corps.

Allgemeine Vorbemerkungen

Die Phoroniden bilden zusammen mit Bryozoen und Brachiopoden die Kategorie der Tentaculata. Diese stehen der Basis der Archicoelomaten nahe und haben im phylogenetischen System der Coelomata ihren Platz nahe dem Gabelungspunkt, an dem sich die zwei großen Linien trennen, die einmal zu den Spiralia (= Gastroneuralia) und zum anderen zu den Archicoelomaten und Chordaten (= Notoneuralia) führen (SIEWING [11], [12]).

Da RATTENBURY ([10]) bei *Phoronopsis viridis* Anklänge an Spiralfurchung beschrieben hat, ist es von entscheidender Bedeutung, erneut die Furchung und die weitere Embryonalentwicklung bei Phoroniden zu prüfen; sie wird hier für *Phoronis muelleri* wiedergegeben.

Phoronis muelleri gibt, wie *Phoronis pallida* und *Phoronopsis harmeri*, ihre dotterarmen und deshalb sehr kleinen Eier (60 μm \varnothing) direkt ins Meer ab. Die anderen *Phoronis*-Arten treiben Brutpflege indem sie die Eier bis zum Embryo in der Röhre (*Phoronis ovalis*) oder in ihrer Tentakelkrone (*Phoronis ijimai*, *Ph. psammophila*) festhalten; erst die jungen Larven werden ins Meer entlassen. Deshalb sind die Untersuchungen der Embryonalentwicklung bei ersteren ungleich schwieriger als bei letzteren. Die Entwicklung einer Technik, durch die die Geschlechtsprodukte bei *Phoronis muelleri* experimentell aus dem Körper herausgenommen werden können, machte die Untersuchungen der Embryonalentwicklung von *Phoronis muelleri* überhaupt erst möglich.

Damit kann der gesamte Entwicklungszyklus vom Ei über die postembryonale Entwicklungsphase (HERRMANN [6]) und über die tiefgreifende Metamorphose (HERRMANN [4]) bis zur jungen *Phoronis muelleri* (HERRMANN [5]) dargelegt werden.

Material und Methoden

Die adulten *Phoronis muelleri* wurden Mitte Juni durch Van-Veen-Bodengreifer aus 25 m Tiefe nordöstlich von Helgoland geborgen und anschließend nach Göttingen transportiert. Fast alle Phoroniden werfen bei Störungen ihre Lophophore ab. Für das Vorhaben ist dies ein Vorteil, da die Tiere ihre Geschlechtsprodukte nicht abgeben und keine Nahrung aufnehmen können.

Die Phoroniden wurden bei 15°C in Glasgefäßen gehältert; das Seewasser wurde alle 3 Tage gewechselt.

Für die Untersuchungen und die Filmaufnahmen wurde folgende Methode mit Erfolg angewendet: Die Phoroniden werden zusammen mit der Sandröhre in einem Lymphglas mit wenig Meerwasser in kurze Stücke zerlegt. Die Schale läßt man etwa eine halbe Stunde stehen und spült dann den gesamten Inhalt mit Seewasser durch ein Sieb mit 80 μm Maschenweite. Dabei werden Körperfragmente und Steinchen zurückgehalten; im Seewasserfiltrat erhält man dagegen die Eier, teils reif, teils unreif. Die reifen Eier haben etwa einen Durchmesser von 60 μm und schweben bei leichtem Schwenken der Glasschale frei im Wasser. Sie können restlos mit der Pipette abgesaugt werden. Die unreifen Eier sind kleiner und bleiben bei Wasserbewegungen verhältnismäßig lange am Boden liegen.

Die männlichen Geschlechtsprodukte gewinnt man durch Öffnen des Vorderkörpers und durch Absaugen des Seewassers in unmittelbarer Nähe der entstandenen Körperöffnung. Bei den vorliegenden Untersuchungen ist letzteres nicht notwendig gewesen, da *Phoronis muelleri* Zwitter ist. Aus mindestens zwei Phoroniden gewinnt man nach dem oben geschilderten Verfahren genügend männliche und weibliche Geschlechtsprodukte.

Zur Embryonalentwicklung von *Phoronis muelleri* Ergebnisse und Diskussionen

Untersuchungen zur Eientwicklung bei Phoroniden wurden durchgeführt von IKEDA ([9]) (*Phoronis ijimai*), BROOKS und COWLES ([1]) (*Phoronis architecta*), RATTENBURY ([10]) (*Phoronopsis viridis*), ZIMMER ([12]) (*Phoronis vancouverensis* synonym *Phoronis ijimai*), EMIG ([2], [3]) (*Phoronis psammophila*).

Die Geschlechtsorgane der Phoroniden liegen im hinteren Körperende (Metasoma) in den Ampullen. Die weiblichen Keimzellen liegen dorsal vom lateralen Blutgefäß und die männlichen ventral; beide werden durch Gefäßblindsäcke (= Coecalgefäße) reichlich mit Blut bzw. Nährstoffen versorgt. Die Geschlechtsprodukte werden zu verschiedenen Zeiten reif. Es liegt Protandrie vor. Die Geschlechtsprodukte werden in das Coelom (Metacoel) abgegeben und führen dort ihre Reifeteilungen durch.

Die reifen Spermien sammeln sich in der Nähe der nephridialen Ausführungsgänge. Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß die Spermien immer zusammen mit spindelförmigen, durchsichtigen Körpern vorkommen. Diese werden von HYMAN ([8]) als „spindel bodies of unknown nature“ bezeichnet. Es können etwa 100–300 dieser Gebilde aus dem Körper herausgepreßt werden. Im Seewasser werden sie langsam rund, bleiben aber durchsichtig. Vermutlich gehören sie zum nutritiven System der Spermienentwicklung. Die Spermien sind mit Schwanz so lang wie die Eidurchmesser (60 µm). Sie besitzen ein spitzes, lanzenförmiges Köpfchen von etwa 7–10 µm, ein kurzes knotenförmiges Mittelstück und ein Flagellum von etwa 50 µm (Abb. 1). Die Oozyten kann man bei Durchlicht im Mikroskop traubenförmig am Coelom-epithel der Blutgefäßblindsäcke hängen sehen. Sich entwickelnde Oozyten flottieren in verschiedenen späten Reifestadien in der Coelomflüssigkeit des Metacoels. Ihr Volumen nimmt dabei zu. Sie werden durch den Nephridialgang, der auch als Gonodukt funktioniert, in das Meerwasser abgegeben. Die Reifeteilungen werden erst bei Berührung mit dem Seewasser vollendet. Die Eier sind dotterarm. Die kleinen Dotterschollen sind gleichmäßig im ganzen Ei verteilt.

Die Spermien bewegen sich durch wellenartiges Schlagen der Geißel (bis zu 6 Wellen) auf das Ei zu. Beim Eindringen in die Eihülle bleibt der Schwanzteil als senkrecht abgespreizter Faden außerhalb des Eies. Die Frage, ob Selbstbefruchtung stattfindet, kann noch nicht beantwortet werden.

Die Befruchtungsmembran ist dünn und außen stark gewellt. Ähnliches hat auch ZIMMER ([13]) bei *Phoronis vancouverensis* bemerkt.

Die erste Furchungsteilung erfolgt etwa 20–45 min nach der Befruchtung. Sie ist, wie auch die 2. Teilung meridional und teilt das Ei in 2 resp. 4 gleich große Blastomeren (Abb. 1). Diese liegen abgerundet nebeneinander; sie haben nur geringe Be-

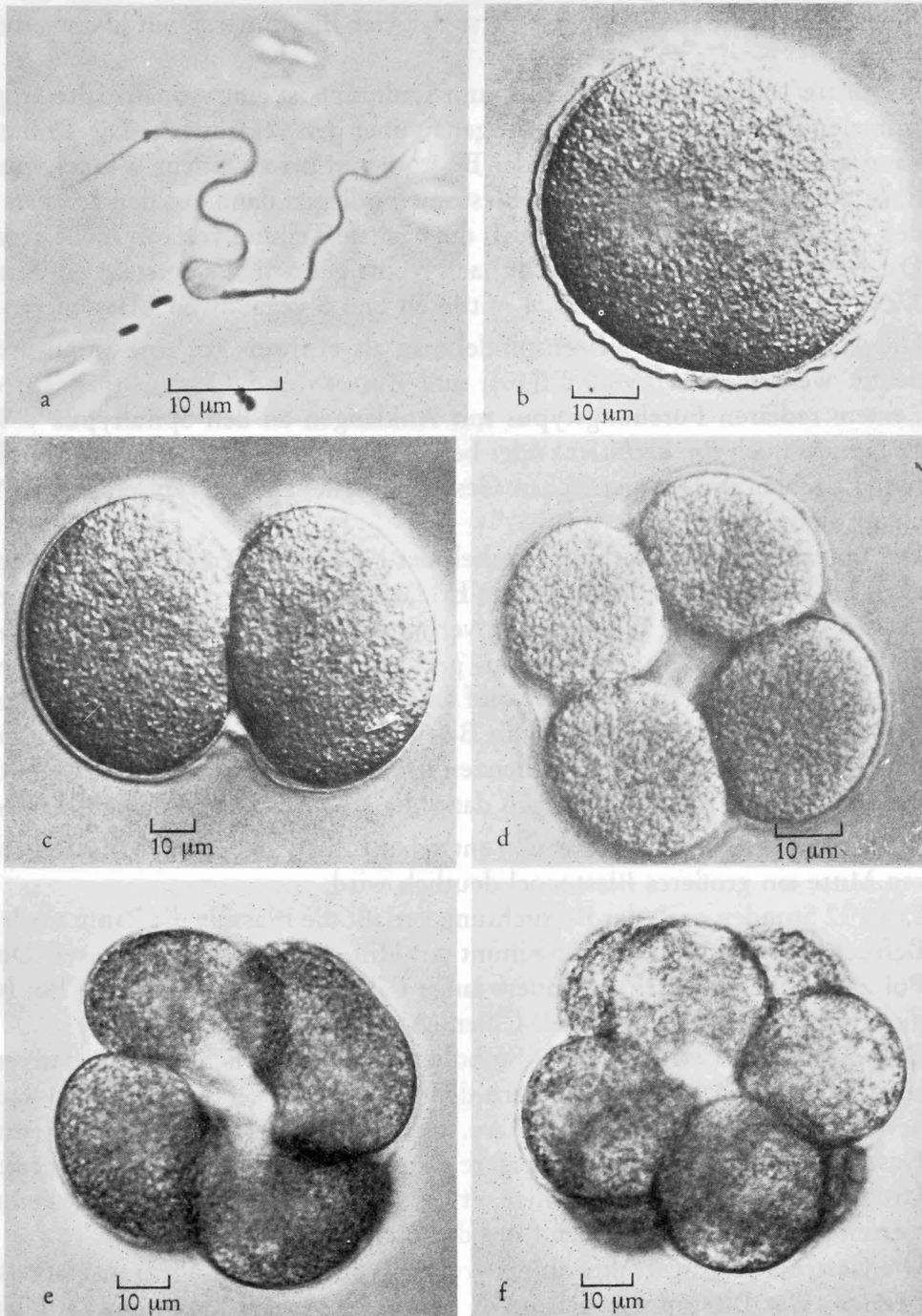


Abb. 1. *Phoronis muelleri*. a: Spermium; b: Ei, am Anfang der ersten Furchungsteilung, mit welliger Befruchtungsmembran; c: 2-Zell-Stadium; d: 4-Zell-Stadium; e, f: Übergang zum 8-Zell-Stadium, Verschiebung der Blastomeren

rührungsflächen, so daß in der Mitte der vier Blastomeren ein kleiner freier Raum auftritt.

Die dritte Teilung vom Stadium 4 zum Stadium 8 ist eine Äquatorialteilung; die vier animalen Blastomeren liegen nicht genau über den vegetativen. Die Teilungsspindel kann gegen die Polaritätsachse der Blastomeren bis zu einem Winkel von 45° nach links geneigt sein; die animalen Blastomeren liegen dann auf den Lücken zwischen den vegetativen Blastomeren. Auch die nächste Teilung verläuft nicht genau radiär. Die Kernspindeln sind nun leicht nach rechts gedreht. Es entsteht ein Stadium von 3 Zellkränzen mit 4 animalen, 4 mittleren und 8 vegetativen Blastomeren.

Die leichte Neigung der Kernspindel mag als Hinweis auf eine Spiralfurchung gedeutet werden. RATTENBURY ([10]) und BROOKS und COWLES ([1]) sprechen von „einem radiären Furchungstypus mit Anklängen an den Spiraltypus“. Weder bei *Ph. viridis* noch *Ph. architecta* oder bei *Ph. muelleri* liegt jedoch eine Spiralfurchung vor. Es fehlen die geometrischen Gesetzmäßigkeiten, die typisch für die Spiralfurchung sind.

Der unterschiedliche Drehungswinkel, der bei vielen Eientwicklungen von *Ph. muelleri* beobachtet wird, läßt folgende Erklärungsweise zu. Die geringen Berührungsflächen der einzelnen Blastomeren, verbunden mit einem großen Raumangebot innerhalb der Befruchtungsmembran, geben den neu entstehenden Blastomeren die Möglichkeit mehr oder weniger „auf Lücke zu rutschen“. Die Filmauswertung des 4- und 8-Zellstadiums zeigt, daß die Befruchtungsmembran – vor der Teilung runzelig – während der Teilung zwischenzeitlich ihre wellige Form verliert, um dann wieder wellig zu werden. Hier liegen dann die Blastomeren bereits auf Lücke.

Bei den nächsten Teilungsschritten entstehen radiär angeordnete Blastomeren, in deren Mitte ein größeres Blastocoel deutlich wird.

Etwa 12 Stunden nach der Befruchtung verläßt die Blastula die kaum noch sichtbare Befruchtungsmembran und schwimmt mit Hilfe ihrer Cilien im Wasser. Der animale Pol zeichnet sich durch besonders lange Cilien aus. Der vegetative Pol besitzt ein dickeres Zellepithel mit kurzen Cilien (Abb. 2).

Die Gastrulation erfolgt durch Embolie. Sie beginnt nicht am vegetativen Pol der leicht eiförmigen Blastula, sondern dem prospektiven Hinterende der Larve genähert, in der vegetativen Hemisphäre. Dadurch entsteht eine bilateralsymmetrische Gastrula, die bereits jetzt die spätere Längsachse der jungen Larve aufweist. Vom Urdarmdach schnüren sich wenige, etwas größere Zellen ab, die als Urkeimzellen zu werten sind. Sie sind später auf der dorsalen Innenwand zu sehen.

Die Gastrula verlängert ihre animal-vegetative Achse; vor allem im (larval) dorsalen Bereich. Der Blastoporus gelangt 1. weit nach vorn in eine ventrale Position und wird 2. schlitzförmig. Seine Ränder nähern sich einander, und er wird, von hinten beginnend, verschlossen. Der vordere Teil bleibt als prospektive Mundöffnung offen (Abb. 2).

Kleinere mesodermale Zellen treten vermehrt aus dem lateralen Bereich des Urdarms aus. Sie verteilen sich im Blastocoel, überziehen von innen epitheloid das Ektoderm und Entoderm und grenzen die vordere, ballonförmige (animale) Hälfte der Gastrula in Höhe der Mundöffnung durch eine Coelommembran (1) von einer hinteren ab

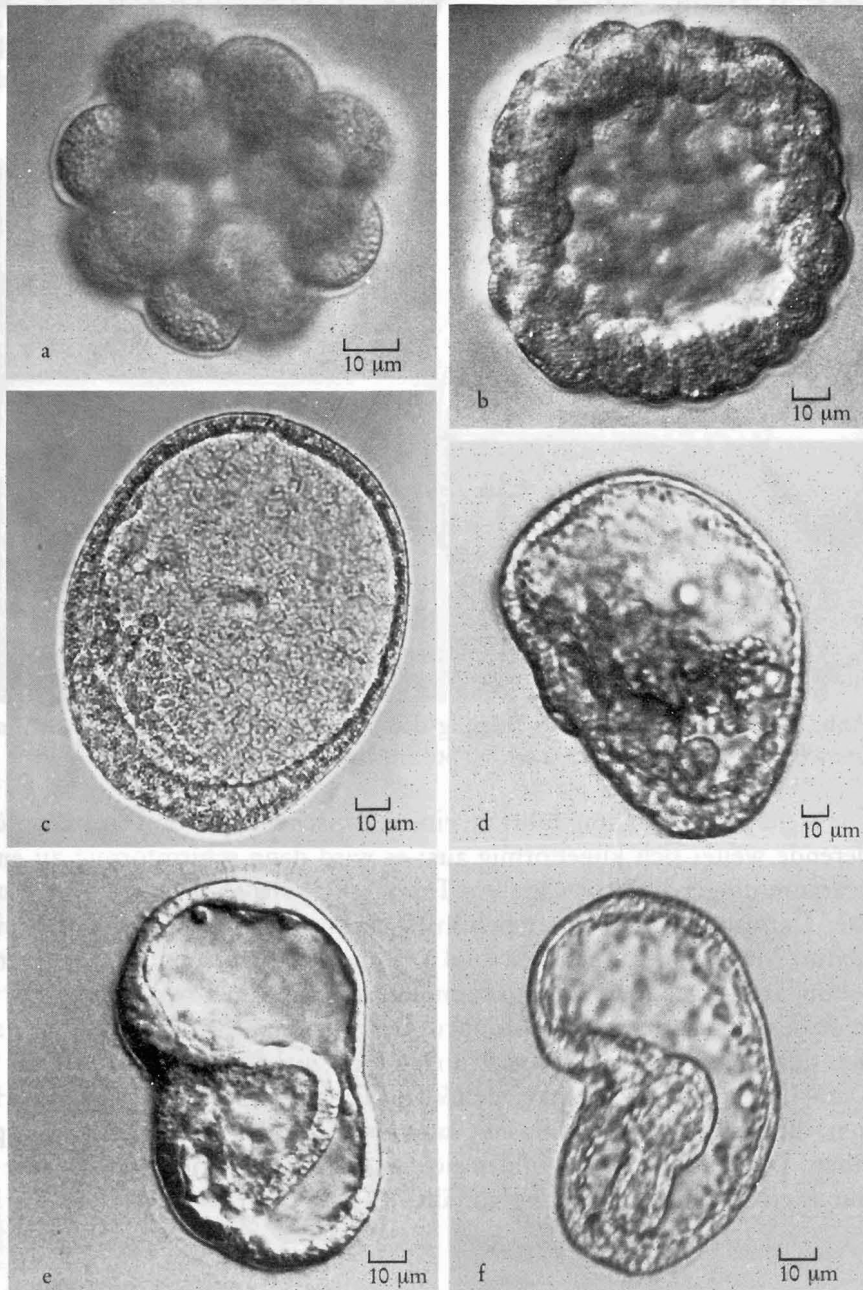


Abb. 2. *Phoronis muelleri*. a: 16-Zell-Stadium, radiäre Anordnung der Blastomeren; b: Junges Blastula-Stadium mit großem Blastocoel; c: Älteres Blastula-Stadium, 12 Std. n. Befruchtung, die vegetative Hemisphäre besitzt ein verdicktes Epithel; d: Beginnende Gastrulation; e: Spätes Gastrula-Stadium, 36 Std. n. Befruchtung; f: Bildung der Larve, Differenzierung des Entoderms

(Abb. 3). Damit werden 2 unpaare Coelomhöhlräume geschaffen: das Pro- und das Mesocoel. Ersteres ist zuerst voluminöser als letzteres; später ist es umgekehrt. Das paarige Metacoel entsteht erst während der postembryonalen Entwicklung aus Coelomzellen, die dorsal vom Magen liegen.

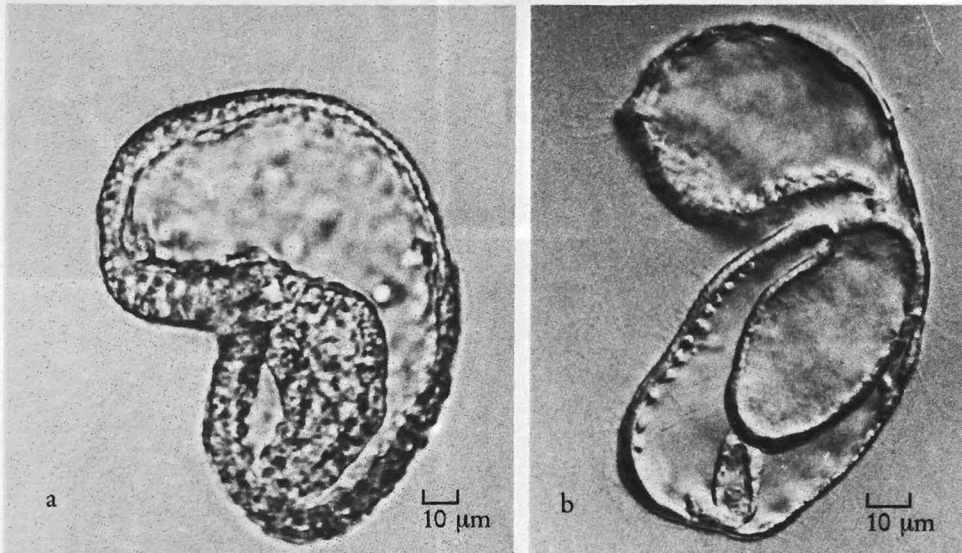


Abb. 3. *Phoronis muelleri*. a: Bildung der Episphäre; b: junge Larve (*Actinotrocha branchiata*), noch ohne Tentakel, 60 Std. n. Befruchtung

Die weitere Entwicklung führt zu einem Zwischenstadium. Das ballonförmige Vorderende weitet sich kugelförmig aus; es wird dann schirmförmig zu einem Mundvorraum umgebildet. Der hintere Teil wächst sehr stark in die Länge und Breite. Der Darmtrakt differenziert sich in einen kugelförmigen Magen und einen kurzen Darm. Mund- und Darmtrakt sind L-förmig abgeknickt (Abb. 3). Der After wird sekundär neu gebildet. Er liegt terminal, ungefähr dort, wo sich vorher das Hinterende des schlitzförmigen Blastoporus befunden hat. Rechts und links davon entstehen durch ektodermale Einbuchtungen die Protonephridien.

Der 4 Tage alte Keim besitzt noch keine Tentakel. Er bewegt sich mit Hilfe der Cilien, die wie bei der Gastrula eine langsame Drehung des gesamten Körpers hervorrufen. Die ersten Tentakel bilden sich an der posteroventralen Seite, die bereits früh durch eine Epithelverdickung auffällt.

Filmbeschreibung¹

1. Der Film beginnt mit der geschlechtsreifen *Phoronis muelleri* in ihrer natürlichen Sandröhre (etwa 90 mm lang). Das Tier streckt mittels Kontraktion der Ringmuskulatur seinen Vorderkörper aus der Röhre heraus; der restliche Körper bleibt in der

¹ Die *Kursiv*-Überschriften entsprechen den Zwischentiteln im Film.

Röhre. Rote Blutkörperchen in einem geschlossenen Blutgefäßsystem versorgen den Körper mit Sauerstoff. Die Lophophore werden hufeisenförmig gespreizt; Cilien erzeugen einen Wasserstrom und filtrieren Mikroalgen.

Objektfeldbreite 15 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

2. Mund und After liegen eng beieinander. Der Darm durchzieht den etwa 60 mm langen Körper U-förmig. Neben dem After liegen 2 Nephridialporen, die auch zur Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienen (Urogenitalsystem). *Phoronis muelleri* ist ein Protander. Die männlichen und weiblichen Keimzellen liegen am Hinterende des Körpers, in Ampullennähe. Sie werden durch viele Blutgefäße (Coecalfäße) des lateralen Blutgefäßes versorgt.

Objektfeldbreite 6 mm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Furchungsteilungen; 2 und 4 B/min

3. Die Furchungsteilungen beginnen etwa 30–45 Minuten nachdem die Geschlechtsprodukte aus dem Körper entnommen worden sind. Die Befruchtungsmembran ist außen wellig. Diese Erhebungen verschwinden nur kurzfristig bei den einzelnen Teilungsschritten.

Der Furchungstypus ist total adaequal. Die Spindelachse verläuft ab dem 4-Zell-Stadium nicht parallel zur Polaritätsachse (keine Spiralfurchung!). Dies tritt in einer späteren Einstellung noch deutlicher hervor.

Hier werden die ersten 9 Stunden der Entwicklung bis zur Blastula in Zeitraffung dargestellt.

Objektfeldbreite 155 µm; Interferenzkontrast (Inko); Aufn.-Freq. 2 B/min

4. Im weiteren Verlauf der Furchung kommt es häufig vor, daß die Teilung der Blastomeren nicht synchron verläuft. Die Aufnahmen beginnen 25 min nach der Befruchtung. In der 45.–75. Minute wurde kein Bild aufgenommen.

Objektfeldbreite 175 µm; Inko; Aufn.-Freq. 2 B/min

5. Die Einstellung zeigt den Vorgang, der bei *Phoronopsis viridis* als „indications of spiral pattern“ beschrieben wird (RATTENBURY [10]). Beim Übergang vom 4- zum 8-Zell-Stadium stellt sich die Teilungsspindel schräg ein, so daß die 4 animalen Blastomeren in die Lücken zwischen den 4 vegetativen zu liegen kommen. Der Vorgang wiederholt sich auch beim Übergang zum Stadium 16.

Nach einer Entwicklungszeit von 2 1/2 Stunden werden nur noch 2 Bilder pro Minute aufgenommen. Die gesamte Einstellung zeigt die ersten 15 Stunden der Entwicklung und endet mit der Blastula, die sich aus der dünnen, kaum sichtbaren Eihülle befreit.

Objektfeldbreite 395 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 4 u. 2 B/min

Stadien der Gastrulation und der Larvenentwicklung; 24 und 12 B/s

6. Die freie Blastula bewegt sich im Seewasser mit Hilfe ihrer Cilien. Diese Fortbewegung erfolgt unter langsamer Drehung des Körpers um seine physiologische Längsachse. Am Vorderende liegt der apikale Pol mit langen, nichtschlagenden Ci-

lien, die später der Scheitelplatte angehören. Die Gastrulation beginnt posteroventral, dem prospektiven Hinterende genähert. Während des Vorgangs der Embolie lösen sich mehrere Zellen, wahrscheinlich Urkeimzellen, vom Urdarm ab. Sie treten durch ihre Größe besonders hervor.

Objektfeldbreite 2 u. 45 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

7. Im folgenden verliert der Keim seine Kugelform und geht in eine längliche, ventral abgeplattete Form über. Die Region des späteren Urmundes zeichnet sich durch ein besonders dickes Epithel aus.

Objektfeldbreite 94 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

8. Ein älteres Gastrulastadium, hier im Rotorkompressor (HEUNERT [7]) festgehalten, zeigt in Aufsicht, daß vermehrte Mesodermzellen lateral aus dem Urdarm heraustreten. Sie kleiden epitheloid das Blastocoel aus und bilden die erste Coelommembran, die das Pro- vom Mesocoel trennt.

Diese und die zwei folgenden Einstellungen sollen am optischen Schnitt die Bildung des definitiven Darmtrakts und der neuen Afteröffnung verdeutlichen.

Objektfeldbreite 245 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

9. Die Gastrula streckt sich 36 Stunden nach Befruchtung und wird länglich. Die Dorsalansicht läßt erkennen, daß 1. der Vorderkörper sich in Höhe der Coelommembran 1 ballonförmig hervorhebt (Episphäre), 2. der Hinterkörper (Hyposphäre) vorerst nur aus einem Coelomraum (Mesocoel) besteht und 3. der Blastoporus von hinten her verschlossen wurde und nur noch die Mundöffnung übrig geblieben ist.

Objektfeldbreite 145 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

10. Die Dorsalansicht läßt nur eine geringe Veränderung der äußeren Proportionen erkennen. Der After entsteht in Höhe des hinteren Blastoporusendes und wird erst auf diesem Stadium sichtbar; die Öffnung liegt nahe dem hinteren Ende der Larve. Rechts und links davon bilden sich durch ektodermale Einstülpungen die Protonephridien.

Objektfeldbreite 245 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

11. Die Seitenansicht zeigt, daß der vordere Körperabschnitt zur ballonförmigen, präoralen Episphäre differenziert ist. Sie ist etwa ebenso groß wie der restliche Larvenkörper. In ihrer Mitte befindet sich die Scheitelplatte. Der Darmtrakt ist abgknickt und bereits in Ösophagus, Magen und Darm differenziert.

Mesodermzellen kleiden den gesamten inneren Hohlraum zwischen Darm und Körperoberfläche aus. Sie liegen im medialen, ventralen Teil des Mesocoels perlschnurartig aneinandergereiht. Das Volumen des Protozoels ist größer als das des Mesocoels. Das paarige Metacoel entsteht erst in der postembryonalen Phase.

Objektfeldbreite 345 μm ; Inko; Aufn.-Freq. 24 B/s

12. Die Fortbewegung der jetzt 4 Tage alten Larve erfolgt immer noch durch Cilien, die die gesamte Körperoberfläche bedecken. Deshalb dreht sich die junge Larve, wie die Gastrula, weiterhin um ihre Längsachse. Später wachsen posteroventral die ersten Tentakel, die durch ihre Cilien zusätzlich zu den anderen die Fortbewegung bewerkstelligen, bis der Telotroch die Funktion übernimmt.

Die Episphäre wird schirmförmig ventralwärts ausgedehnt und bildet so an ihrer Unterseite ein vergrößertes Mundfeld. Nahrung wird in Form von Mikroalgen aufgenommen. Die Larve erreicht während ihrer postembryonalen Entwicklung in etwa 6–8 Wochen ihre Metamorphosereife und wird durch eine tiefgreifende Umwandlung zur *Phoronis*.

Objektfeldbreite 245 µm; Hellfeld; Aufn.-Freq. 24 B/s

Literatur

- [1] BROOKS, W. K. u. R. P. COWLES: *Phoronis architecta*: Its Life History, Anatomy and Breeding Habits. *Memoirs Nat. Acad. Sci.* 10, 4 (1905), 75–109.
- [2] EMIG, C. C.: Taxonomie et Systématique des Phoronidiens. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris (Zool.)* 8 (1971), 469–568.
- [3] EMIG, C. C.: Observations et Discussions sur le Développement Embryonnaire des Phoronida. *Z. Morph. Tiere* 77 (1974), 317–335.
- [4] HERRMANN, K.: Dokumentation des Metamorphoseablaufs bei *Actinotrocha branchiata* (Phoronidea). *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 25 (1973), 473–485.
- [5] HERRMANN, K.: Untersuchungen über Morphologie, Physiologie und Ökologie der Metamorphose von *Phoronis mülleri* (Phoronida). *Zool. Jb. Anst.* 95 (1976), 354–426.
- [6] HERRMANN, K.: Vergleichende Untersuchungen der Postembryonalen Entwicklung bei *Phoronis mülleri* und *Ph. psammophila*. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* (1977), 318.
- [7] HEUNERT, H. H.: Praeparationsmethoden für Vitalbeobachtungen an Mikroorganismen. *Mikrokosmos H.* 8, (1974), 256–260.
- [8] HYMAN, L. H.: *The Invertebrates. Vol. V. The Lophophore Coelomates; Phylum Phoronida.* New York 1959.
- [9] IKEDA, J.: Observations of the Development, Structure and Metamorphosis of *Actinotrocha*. *Journ. College Sci. Tokyo Univ.* 13 (1901), 507–591.
- [10] RATTENBURY, J. C.: The Embryology of *Phoronopsis viridis*. *J. Morph.* 95 (1954), 289–334.
- [11] SIEWING, R.: Probleme und Neuere Erkenntnisse in der Großsystematik der Wirbellosten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1976, 59–83.
- [12] SIEWING, R.: Das Archicoelomatenkonzept. *Zool. Jb. Anat.* 103 (1980), 439–482.
- [13] ZIMMER, R.: *Reproductive Biology and Development of Phoronida.* University Microfilms Inc. Michigan 1964.

Filmveröffentlichungen

- [14] HERRMANN, K.: *Phoronis mülleri* (Tentaculata). Metamorphose der *Actinotrocha branchiata*. Film E 2085 des IWF, Göttingen 1974. Publikation von K. HERRMANN, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol.* 8 (1975), 119–135.
- [15] HERRMANN, K.: Metamorphose *Actinotrocha branchiata* (*Phoronis mülleri*, Tentaculata). Film C 1152 des IWF, Göttingen 1975. Publikation von K. HERRMANN, *Publ. Wiss. Film., Sekt. Biol.* 9 (1976), 396–418.

Abbildungsnachweis

Abb. 1a, 2c, 2d, 2f, 3a: K. HERRMANN.